

УДК 576.895.425 : 591.434

УЛЬТРАСТРУКТУРА СРЕДНЕЙ КИШКИ И ЭКСКРЕТОРНОГО ОРГАНА ГОЛОДНЫХ ЛИЧИНОК *HIRSUTIELLA ZACHVATKINI* (TROMBICULIDAE)

А. Б. Шатров

В статье рассмотрены основные принципы организации и дифференциации кишечника у голодных личинок краснотелкового клеща *H. zachvatkini*. Показано, что процесс формирования кишечного эпителия у них отличается низкой функциональной интегрированностью.

Строение средней кишки у голодных личинок акариформных клещей ранее специально не исследовалось. До настоящего времени остаются не вполне ясными вопросы о составе эмбрионального желтка и его дальнейшей судьбе после вылупления личинок, а также — об источниках и процессах формирования дефинитивного кишечного эпителия. Судя по имеющимся отрывочным данным, в кишечнике только что вылупившихся личинок изученных представителей как акариформных, так и паразитиформных клещей, отличающихся чрезвычайным биологическим разнообразием, содержатся остатки эмбрионального желтка (Вагнер, 1894; Заленский, 1869; Aeschlimann, 1958; Hafiz, 1935; Hughes, 1950; Klumpp, 1954; Langenscheidt, 1958). Кроме того, можно полагать, что кишечный эпителий у них не представляет окончательно сформированный и дифференцированный эпителиальный пласт (Вагнер, 1894; Hafiz, 1935; Klumpp, 1954, и др.).

Ранее (Шатров, 1984) нами исследована пищеварительная система питающихся личинок краснотелок *H. zachvatkini* и *Neotrombicula pomaranzevi* — одних из высших и высокоспециализированных представителей акариформных клещей, и рассмотрен процесс их пищеварения, отличающийся, однако, низкой функциональной интегрированностью. Поэтому особый интерес представляет изучение организации кишечника у личинок, еще не прикрепившихся к хозяину и не приступивших к перевариванию пищи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Голодные личинки первой лабораторной генерации брались из регулярно возобновляемой содержащейся нами культуры клещей *H. zachvatkini*, сборы напивавшихся личинок которых осуществляются с рыжих полевок в Ленинградской и Псковской обл. Необходимо отметить, что индивидуальные сроки вылупления личинок из разновремененно откладываемых яиц варьируют в чрезвычайно широких пределах — от 40—60 до 109 дней (Simonova, 1983) и от 22 до 77 дней (в среднем 46 дней, по нашим неопубликованным данным).

Фиксировали целых активных личинок на 4—6-й и на 15—25-й дни после вылупления в 2 %-ном растворе глютарового альдегида на 0.1 М фосфатном буфере (рН 7.2—7.4) 2 ч с последующей промывкой в том же буфере с сахарозой (6.85 %). Постфиксировали в 1 %-ном растворе четырехоксида осмия на 0.1 М фосфатном буфере с сахарозой (8.56 %) 1.5—2 ч. Фиксацию и первые этапы проводки осуществляли в холодильнике. Заливку проводили через спирты возра-

стающей концентрации и ацетона в смесь смол аралдит. В процессе проводки объекты выдерживали в насыщенном растворе уранил-ацетата в 70 %-ном спирте 16 ч, а также в 0.5 %-ном растворе фосфорно-вольфрамовой кислоты в 100 %-ном спирте 20 мин.

Полутонкие и ультратонкие срезы готовили на ультромикротоме LKB-III, контрастировали цитратом свинца по Рейнольдсу (Reynolds, 1963), просматривали и фотографировали в электронном микроскопе Tesla BS-500. Полутонкие срезы окрашивали толуидиновым синим и изучали в обычном световом микроскопе.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Средняя кишка голодных личинок *H. zachvatkini* имеет конфигурацию, описанную ранее (Шатров, 1984), но образована не дифференцированным эпителием, а целиком выполнена крупными клетками с рыхлой сильно вакуолизированной цитоплазмой (рис. 1; 2, 1, 2; см. вкл.). Границы соседних клеток преимущественно неровные, иногда трудно различимы и не имеют никаких соединительных комплексов. Неширокие межклеточные промежутки обнаруживаются редко.

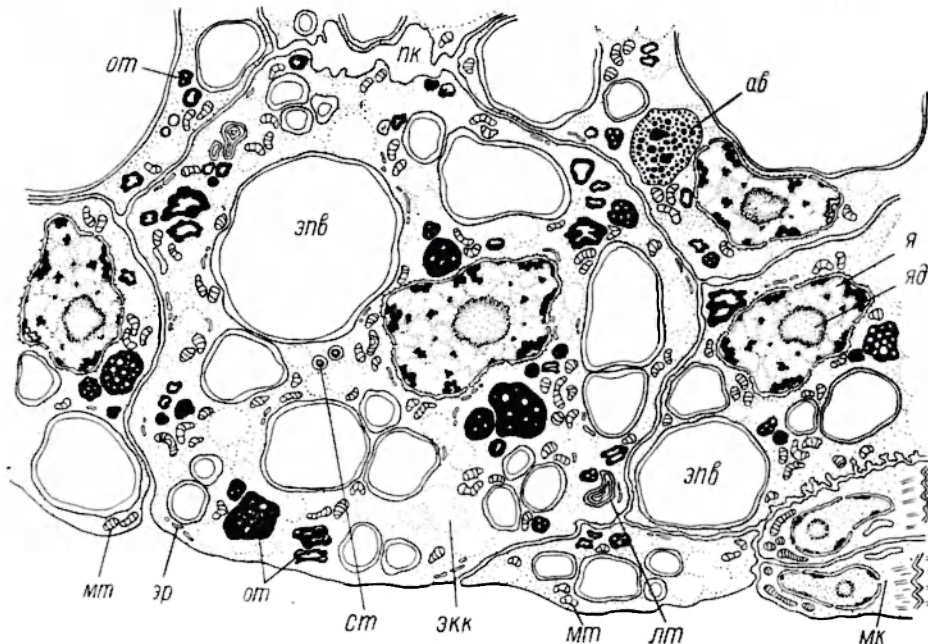


Рис. 1. Схема электронно-микроскопической организации участка средней кишки голодных личинок *H. zachvatkini* на 15–25-й дни после вылупления.

ав — аутофагическая вакуоль, лт — ламеллярное тело, мк — мышечная клетка, мт — митохондрия, от — остаточное тело, пк — просвет кишки, ст — слоистое тело, эжк — эпителиальная кишечная клетка, эпв — электроннопрозрачная вакуоль, зр — элементы эндоплазматического ретикулума, я — ядро, яд — ядрышко.

В срединных областях центральной части кишки и двух ее задних лопастей иногда удается выявить более значительные промежутки между клетками, имеющие неправильные очертания, — формирующийся просвет кишечника (рис. 2, 2). В него могут вдаваться выросты клеток, приобретающие характер неупорядоченных микроворсинок. У отдельных из изученных личинок на 15–25-й дни после вылупления просвет в некоторых частях средней кишки, как и эпителий, были почти полностью сформированы (рис. 2, 3). В передне-латеральных дивертикулах просвет кишечника практически всегда дифференцируется. У изученных личинок на 4–6-й дни после вылупления просвет невозможно было обнаружить.

Базальная цитоплазматическая мембрана кишечных клеток на дорсальной и вентральной поверхностях средней кишки и ее задних лопастей ровная (рис. 2, 4), а на боковых поверхностях, граничащих с пучками дорсовентраль-

ных мышц и стенкой экскреторного органа, может образовывать довольно глубокие неправильной формы складки (рис. 2, 5). Подлежащая базальная мембрана не выявляется.

Ядра расположены по всему объему кишечника преимущественно поодиночке, овальные или несколько неправильной формы и в основном не обнаруживают выраженной ориентации в расположении длинной оси (рис. 1; 2, 1, 2). Стенки ядер имеют слегка волнистые очертания и лишь в редких случаях образуют более глубокие впячивания. Размеры ядер составляют в среднем 3.97×2.08 мкм. Ядрышки овальные, реже округлые, с приблизительно одинаковым содержанием гранулярного и фибриллярного компонентов. Их размеры в среднем 1.3×1.02 мкм. Довольно крупные глыбки хроматина, более электронно-светлые, чем ядрышки, сосредоточены главным образом по периферии ядра. Вблизи ядрышка в нуклеоплазме некоторых ядер наблюдаются круглые однородные электронноплотные включения размеров $0.42—0.78$ мкм. Подобные включения встречаются и в ядрах эпителия питающихся личинок *H. zachvatkini* (Шатров, 1984).

Отдельные из ядер могут быть расположены в непосредственной близости друг от друга, при этом границы клеток между ними выявляются далеко не всегда (рис. 2, 2; 3, 1, 2; см. вкл.). Картин митозов, однако, не было обнаружено. Ядра, находящиеся недалеко от стенки кишки, ориентированы длинной осью преимущественно вдоль нее (рис. 2, 4). В целом ядра имеют однотипные строение и размеры.

Митохондрии многочисленны, расположены группами от 3 до 6—8 и более, реже поодиночке, часто вблизи ядер (рис. 1; 2, 1; 3, 2, 3). Более крупные из них имеют удлинённую форму, могут быть изогнутыми и достигают 1.67×0.39 мкм. Митохондрии меньших размеров преимущественно округлые. В среднем размеры митохондрий составляют 0.59×0.26 мкм. Кресты ориентированы нерегулярно под углом к их продольной оси. Часто, особенно в середине митохондрий, они образуют полусферы. Матрикс митохондрий имеет высокую электронную плотность.

Эндоплазматический ретикулум выражен слабо. В различных частях клеток могут наблюдаться лишь его отдельные фрагменты с немногочисленными рибосомами на мембранах и, как исключение, с расширенными цистернами до $0.08—0.19$ мкм. Элементы ретикулума часто обнаруживают непосредственную связь с наружной ядерной мембраной, на которой также, как правило, расположены рибосомы (рис. 3, 2). Комплексов Гольджи нет.

Собственно цитоплазма клеток чрезвычайно рыхлая, низкой электронной плотности, с относительно немногочисленными свободными рибосомами. У личинок на 4—6-й дни после вылупления цитоплазма более плотная и менее вакуолизированная.

Наиболее характерной особенностью кишечника голодных личинок *H. zachvatkini* является наличие многочисленных электронно-прозрачных округлых или овальных, реже неправильной формы вакуолей, которые могут преобладать в общем объеме клеток (рис. 1; 2, 1; 3, 1). Их размеры варьируют в чрезвычайно широких пределах (от 0.48 до $8—10$ мкм) в поперечнике. Под окружающим эти вакуоли тонким ободком электронноплотного вещества, который не всегда отчетливо дифференцируется, иногда можно видеть неширокую зону, занимаемую гомогенным электронно-светлым веществом (рис. 3, 3). Некоторые мелкие вакуоли полностью состоят из этого вещества. У личинок на 4—6-й дни после вылупления электронно-светлое вещество занимает большинство вакуолей данного типа.

Помимо электронно-прозрачных вакуолей, в разных частях клеток наблюдаются мембраноограниченные округлые или неправильной формы электронноплотные включения, содержащие в своем матриксе светлые пузырьки, более темные частицы или небольшие полости (рис. 1; 2, 1; 3, 1). Иногда эти включения могут приобретать вид более темных и однородных, либо более светлых гетерогенных. Они расположены поодиночке или небольшими группами, а количество их невелико. Размеры этих включений колеблются от 4.22×3.56 до 0.25×0.15 мкм и в среднем составляют 1.41×1.27 мкм.

У изученных личинок на 4—6-й дни после вылупления электронноплотные включения значительно более крупные (4.24×2.96 мкм в среднем) и относительно более многочисленные. По периферии у них иногда наблюдается зона с мелкими прозрачными вакуолями. Очень редко такие включения можно видеть и у личинок на 15—25-й дни после вылупления.

С электронноплотными включениями сходны более крупные светлые и гетерогенные включения, по-видимому аутофагические вакуоли, которые встречаются довольно редко. Размеры их варьируют от 1.05×0.76 до 9.44×5.33 мкм.

Следующей разновидностью включений являются мембраноограниченные осмиофильные тела неправильных очертаний, имеющие полости, либо выкропившиеся при резке участки по бокам или в середине (рис. 1; 2, 1). Изредка эти включения приобретают вид характерных ламеллярных тел (рис. 2, 1), либо обнаруживают картины разнообразных переходных форм. Размеры их составляют в среднем 1.03×0.7 мкм.

Очень редко в различных участках клеток наблюдаются так называемые слоистые тела, состоящие из 2—3 концентрических колец мелкокристаллического вещества различной ширины и плотности (рис. 1). При наличии двух колец одно из них, как правило, шире другого. Отчетливой связи слоистых тел с мембранами эндоплазматического ретикулума не было обнаружено. Их диаметр колеблется незначительно и в среднем составляет 0.45 мкм.

Включений, сходных с риккетсиями, в кишечных клетках у изученных голодных личинок *H. zachvatkini* не было обнаружено.

Группы митохондрий и различных электронноплотных тел часто концентрируются в отдельных участках клеток с более плотной цитоплазмой, нередко возле ядер.

У изученных личинок с оформленным просветом эпителий по конфигурации, составу, характеру апикальной поверхности клеток и их включений в целом очень сходен с эпителием личинок на I стадии питания (Шатров, 1984) (рис. 2, 3; 3, 5). Вместе с тем его клетки значительно более рыхлые, имеют больший объем (их высота колеблется от 4.67 до 15.56 мкм и в среднем составляет 8.28 мкм) и могут содержать крупные прозрачные вакуоли (рис. 2, 5). Кроме того, их ядра зачастую ориентированы длинной осью не вдоль стенки кишки, а перпендикулярно к ней, что говорит о незакончившемся процессе дифференциации эпителиального пласта. Об этом же свидетельствует и отсутствие специальных межклеточных контактов. Некоторые клетки приобретают вид распадающихся или дегенерирующих клеток, которые наблюдаются у личинок на I—II стадиях питания (Шатров, 1984). Весьма характерно, что в то время как в одной из двух задних лопасти кишки просвет может быть уже сформирован, в другой он может отсутствовать. Эпителий переднелатеральных дивертикул гораздо беднее включениями и значительно более плоский (высота клеток от 3 до 5 мкм).

Экскреторный орган голодных и питающихся личинок *H. zachvatkini* устроен принципиально сходно с некоторыми частными различиями. У голодных личинок его стенки образованы уже вполне дифференцированным эпителиальным пластом, клетки которого чрезвычайно варьируют по высоте от 0.44 до 5 мкм и обладают, как правило, очень сильно изрезанной апикальной поверхностью (рис. 3, 4). Она формирует как отдельные неупорядоченные и часто разветвляющиеся структуры типа микроворсинок, так и значительно более высокие переплетающиеся цитоплазматические выросты. Микроворсинки не имеют осевого пучка филаментов и часто обнаруживают внутри полости. Длина и ширина микроворсинок очень неоднородны и составляют в среднем соответственно 0.75 и 0.12 мкм. Базальная поверхность клеток в основном довольно ровная, но иногда может образовывать неглубокие складки. Границы соседних клеток длинные и извилистые, с зонами плотных контактов. Соединений типа септированных десмосом не было обнаружено. Ядра удлиненные, часто имеют неправильные очертания и могут располагаться либо вдоль стенки органа, либо (реже) перпендикулярно к ней. Размеры ядер составляют в среднем 3.07×1.52 мкм. Как правило, длинные боковые стенки экскреторного органа более ровные и плоские, тогда как короткие и закругленные дорсальный и вентральный его участки широкие и обладают разнообразными выростами как на апикальной, так и на базальной поверхностях. По-видимому, за счет длинных

межклеточных контактов и извилистой поверхности, стенки экскреторного органа обладают способностью к значительному растяжению.

В отличие от питающихся личинок *H. zachvatkini* (Шатров, 1984) клетки экскреторного органа голодных личинок лишены включений и бедны органоидами. Их цитоплазма более плотная, чем у кишечных клеток, содержит лишь отдельные умеренных размеров митохондрии и довольно многочисленные свободные рибосомы. Нередко встречаются полости. Надмембранные структуры не обнаружены. Просвет экскреторного органа у изученных личинок был пустым с единичными выкрошившимися при резке более плотными частицами.

Сильно уплощенные соединительнотканые клетки между стенками кишки и экскреторного органа, как и отдельные мышечные пучки, наблюдаются не везде. Строение экскреторного протока и поры аналогично описанному для питающихся личинок (Шатров, 1984).

ОБСУЖДЕНИЕ

Отсутствие слоя клеток, окружающих среднюю кишку, однотипное строение ядер и наличие в кишечных клетках явных производных эмбрионального желтка указывают на то, что формирование средней кишки у личинок краснотелковых клещей происходит, очевидно, за счет энтодермальных клеток, которые, кроме того, приобретают функцию резорбции желтка, как это имеет место у *Cheyletus eruditus* (Hafiz, 1935). Собственно специализированных вителлофагов у краснотелок поэтому, вероятно, нет. По-видимому, сходный процесс имеет место и у *Knemidocoptes mutans* (Langenscheidt, 1958). Рассмотренные отношения, согласно Вагнеру, следует рассматривать как первичные (Вагнер, 1984; Иванова-Казас, 1979), из чего следует, что краснотелки отличаются определенной примитивностью в организации кишечника.

У других из исследованных в этом плане клещей как акариформных, так и паразитиформных были выявлены более продвинутые отношения. Так, например, у *Acarapis woodi* (Klumpp, 1954) имеются специализированные вителлофаги, которые, однако, погибают ко времени формирования кишечного эпителия. Аналогичным образом происходит образование кишки у личинок *Ixodes calcaratus* (Вагнер, 1894), а у *Ornithodoros moubata* (Aeschlimann, 1958) в формировании эпителия принимают участие и вителлофаги. Наконец, у *Tyroglyphus farinae* (Hughes, 1950) центральная часть кишечника формируется за счет энтодермы, а дивертикулы средней кишки — за счет вителлофагов.

У пауков в формировании средней кишки также принимают участие, частично или полностью, вителлофаги, которые, как и у клещей, по происхождению близки энтодерме (Иванова-Казас, 1979).

Многими авторами отмечается позднее, в сравнении с другими органами, формирование кишечника (Klumpp, 1954; Langenscheidt, 1958, и др.) и как следствие присутствие в нем фрагментов не полностью утилизированного эмбрионального желтка, за счет которого личинки существуют первые дни и даже недели после вылупления (Вагнер, 1894; Hafiz, 1935). Причем весьма характерно, что у хищного клеща *Cheyletus eruditus* глобулы желтка исчезают, когда его личинки начинают питаться на клещах рода *Tyroglyphus* (Hafiz, 1935). У голодных личинок *H. zachvatkini*, как мы видели, эпителий не дифференцирован, а в кишечных клетках также, по-видимому, содержатся остатки желтка (см. ниже). Из этого следует, что личинки краснотелковых клещей, как и ряда других, в частности иксодовых, после вылупления претерпевают, вероятно, особый процесс — послелинчное доразвитие (Балашов, 1967), связанный с окончательной утилизацией желтка. Это, очевидно, обуславливает невозможность для личинок краснотелок некоторое время после вылупления прикрепляться к хозяину и питаться. Точные данные о продолжительности этого срока для личинок *H. zachvatkini* пока отсутствуют.

Относительно низкая функциональная интегрированность пищеварительной системы, вероятно, может приводить и к более быстрой резорбции желтка при нахождении прокормителя, как это имеет место у *Cheyletus eruditus* (Hafiz, 1935). С другой стороны, определенный запас желтка обуславливает относительно долгое существование личинок в его отсутствии.

У *Acarapis woodi* (Klumpp, 1954) и *Knemidocoptes mutans* (Langenscheidt, 1958) было выявлено вполне определенное количество клеток энтодермы, формирующих кишечник, которые в процессе дифференциации не размножаются. Аналогичная ситуация имеет место, по-видимому, и у *H. zachvatkini*.

Процесс дифференциации пищеварительных клеток, как мы видели, неизбежно связан с разрушением части их цитоплазмы и окружающей мембраны, исчезновением пустых, в особенности крупных, вакуолей и завершается концентрацией цитоплазматических структур вокруг ядер, располагающихся по периферии кишки. Формирование органоидов, обуславливающих собственно процесс пищеварения, — развитого эндоплазматического ретикулума, комплексов Гольджи и лизосомального аппарата — происходит уже, очевидно, только после поступления первых порций пищи в кишечник (Шатров, 1984). Таким образом, первоначально совершенно однородные энтодермальные клетки, внутриклеточно переваривающие желток в основном на протяжении эмбриогенеза, в процессе постэмбрионального развития полностью перестраивают свою структуру в целях внутриклеточного переваривания пищевого субстрата. Кроме того, часть из них образует малодифференцированные и дегенерирующие клетки.

Относительно подробные сведения о составе эмбрионального желтка у клещей имеются только в работах Заленского (1869) и Соколова (1952). Желток тироглифид, помимо собственно крупных бесцветных желточных шаров, содержит также жировые капли и мелкие сильно преломляющие свет глыбки, расположенные поодиночке или небольшими группами и являющиеся, по мнению автора, образованиями экскреторного характера (Соколов, 1952). В яйцах *Hydrachna cruenta*, представителя семейства, близкого краснотелкам, красноватого цвета желток состоит из больших жирных капель, заключенных в белковую массу. По периферии яйца наблюдаются мелкие желточные зернышки (Заленский, 1869). Исходя из этих сведений и данных электронной микроскопии, можно полагать, что электронно-светлые, а в большинстве случаев электронно-прозрачные вакуоли, содержащиеся в кишечнике голодных личинок *H. zachvatkini*, представляют собой резорбирующиеся жировые включения. У голодных личинок *Euschoengastia rotundata* на 1—5-й дни после вылупления, исследованных нами одновременно с *H. zachvatkini*, в кишечнике содержатся крупные капли жира, лежащие преимущественно свободно и имеющие часто неправильную форму.

Различные электронноплотные включения, наблюдаемые в кишечнике голодных личинок *H. zachvatkini* принадлежат, вероятно, к разряду вторичных лизосом, а также остаточных тел — продуктов переваривания собственно желточных, т. е. белковых гранул, содержание которых в желтке относительно низкое. Судя по всему, этот процесс осуществляется обычным способом — посредством лизосомального аппарата и в основном завершается к моменту вылупления личинок. Остаточные тела далее переходят в дифференцированные эпителиальные клетки (Шатров, 1984).

Слоистые тела носят, очевидно, экскреторный характер, являются продуктами метаболических процессов и переходят непосредственно из цитоплазмы яйца. Их природа была обсуждена ранее (Шатров, 1984). Не исключено, что в процессе дальнейшего функционирования кишечных клеток количество слоистых тел может увеличиваться за счет их новообразования. Вероятно, в какой-то степени может изменяться и их структура.

Из рассмотренного ясно, что при трансвариальной передаче риккетсий их покоящиеся формы могут легко переходить из цитоплазмы яйца в цитоплазму эпителиальных кишечных клеток, которые можно рассматривать как первичную зону их локализации и место распространения. У краснотелок *Leptotrombidium fletcheri* наиболее высокое содержание риккетсий было обнаружено как раз в кишечнике и слюнных железах голодных личинок (Roberts et al., 1975). Из кишечного эпителия они в дальнейшем мигрируют, как справедливо предполагал Оди (Audy, 1961), в другие органы переносчика. Этот вопрос нуждается в дальнейших исследованиях.

Происхождение экскреторного органа у личинок краснотелок остается пока неясным. Можно полагать, что в его образовании не принимают участие клетки энтодермы и формируется он раньше и независимо от средней кишки, как это

происходит у *Cheyletus eruditus* (Hafiz, 1935). У них экскреторный орган образуется продольным погружением эктодермы на дорсальной стороне зародыша и никогда в своем развитии не имеет связи со средней кишкой. Таким образом, проктодеум принимает функцию экскреторного органа и функционально замещает анус экскреторной порой. Вместе с тем организация клеток экскреторного органа вызывает некоторое сомнение в подобном предположении (Шатров, 1984), тогда как лишь экскреторный проток, выстланный кутикулой, имеет явно эктодермальное происхождение. Разрешение этого вопроса требует эмбриологических данных.

Из всего вышесказанного следует, что у представителей высших акариформных клещей — краснотелковых под влиянием адаптации и специализации к внекишечному пищеварению (Mitchell, 1970; Thor, 1904) происходит, очевидно, вторичное и весьма значительное упрощение как организации и функциональной интеграции всей пищеварительной системы и собственно процессов пищеварения, так и процессов ее развития и дифференциации.

Л и т е р а т у р а

- Б а л а ш о в Ю. С. Кровососущие клещи (Ixodoidea) — переносчики болезней человека и животных. Л., Наука, 1967. 317 с.
- В а г н е р Ю. Н. История эмбрионального развития *Ixodes calcaratus*. — Тр. СПб. о-ва естеств., 1894, т. 24, вып. 2, с. 1—204.
- З а л е н с к и й В. В. История эмбрионального развития клещей. СПб., 1869. 84 с.
- И в а н о в а - К а з а с О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Членистоногие. М., Наука, 1979. 224 с.
- С о к о л о в И. И. Наблюдения над эмбриональным развитием амбарных клещей. — Тр. Лен. о-ва естеств., 1952, т. 71, вып. 4, с. 245—250.
- Ш а т р о в А. Б. Функциональная морфология и тонкое строение пищеварительной системы личинок краснотелковых клещей (Trombiculidae). — Паразитол. сб., 1984, № 32, с. 179—201.
- A e s c h l i m a n n A. Développement embryonnaire d'*Ornithodoros moubata*. — Acta trop., 1958, vol. 15, N 1, p. 15—64.
- A u d y J. R. The ecology of scrub typhus. — In: Studies in Disease Ecology. N. Y., 1961, p. 389—432.
- H a f i z A. Embriological development of *Cheyletus eruditus* (a Mite). — Proc. Roy. Soc., London, ser. B, 1935, vol. 117, N 803, p. 174—201.
- H u g h e s T. E. The embryonic development of the mite *Tyroglyphus farinae*. — Proc. Zool. Soc. London, 1950, vol. 119, p. 473—886.
- K l u m p p W. Embryologie und Histologie der Bienenmilbe *Acarapis woodi* Rennie 1921. — Z. Parasitenk., 1954, Bd16, Hf. 5/6, S. 407—442.
- L a n g e n s c h e i d t M. Embryologische, morphologische und histologische Untersuchungen an *Knemidocoptes mutans* (Robin et Lanquetin). — Z. Parasitenk., 1958, Bd18, Hf. 4, S. 349—385.
- M i t c h e l l R. D. The evolution of a blind gut in trombiculid mites. — J. Natur. History, 1970, vol. 4, N 2, p. 221—229.
- R e y n o l d s E. S. The use of lead citrate at high pH as electron opaque stain in electron microscopy. — J. Cell. Biol., 1963, vol. 17, N 1, p. 208—212.
- R o b e r t s L. W., G a n E., R a p m u n d G., C h a n C. T., R a m a s a m y S. M., W a l k e r J. C., E l i s b e r g B. L. Identification of *Rickettsia tsutsugamushi* in the life stages of *Leptotrombidium fletcheri* with isolation and immunofluorescence techniques. — Ann. N. Y. Acad. Sci., 1975, vol. 266, p. 73—79.
- S i m o n o v a V. Development cycle of chiggers under laboratory conditions. — Folia parasitologica, 1983, vol. 30, N 1, p. 79—87.
- T h o r S. Recherches sur l'anatomic comparée des Acariens prostigmatiques. — Ann. Sci. Nat. Zool., 1904, t. 19, ser. 8, zoology, p. 1—190.

ЗИН АН СССР, Ленинград

Поступила 2.12.1985

ELECTRON MICROSCOPIC ORGANIZATION OF THE MIDGUT
AND EXCRETORY ORGAN IN HUNGRY LARVAE
OF *HIRSUTIELLA ZACHVATKINI* (ACARIFORMES, TROMBICULIDAE)

A. B. Shatrov

S U M M A R Y

The midgut of hungry larvae of chigger mites of *Hirsutiella zachvatkini* is formed by large homogenous cells with loose strongly vacuolized cytoplasm. The cells contain the remains of embryonal yolk used by them — resorpting fat inclusions and various residual bodies. In the course of the final yolk digestion the differentiation of intestinal epithelium, which differs in its low functional integration, takes place. The excretory organ of hungry larvae is formed by differentiated flat epithelium.

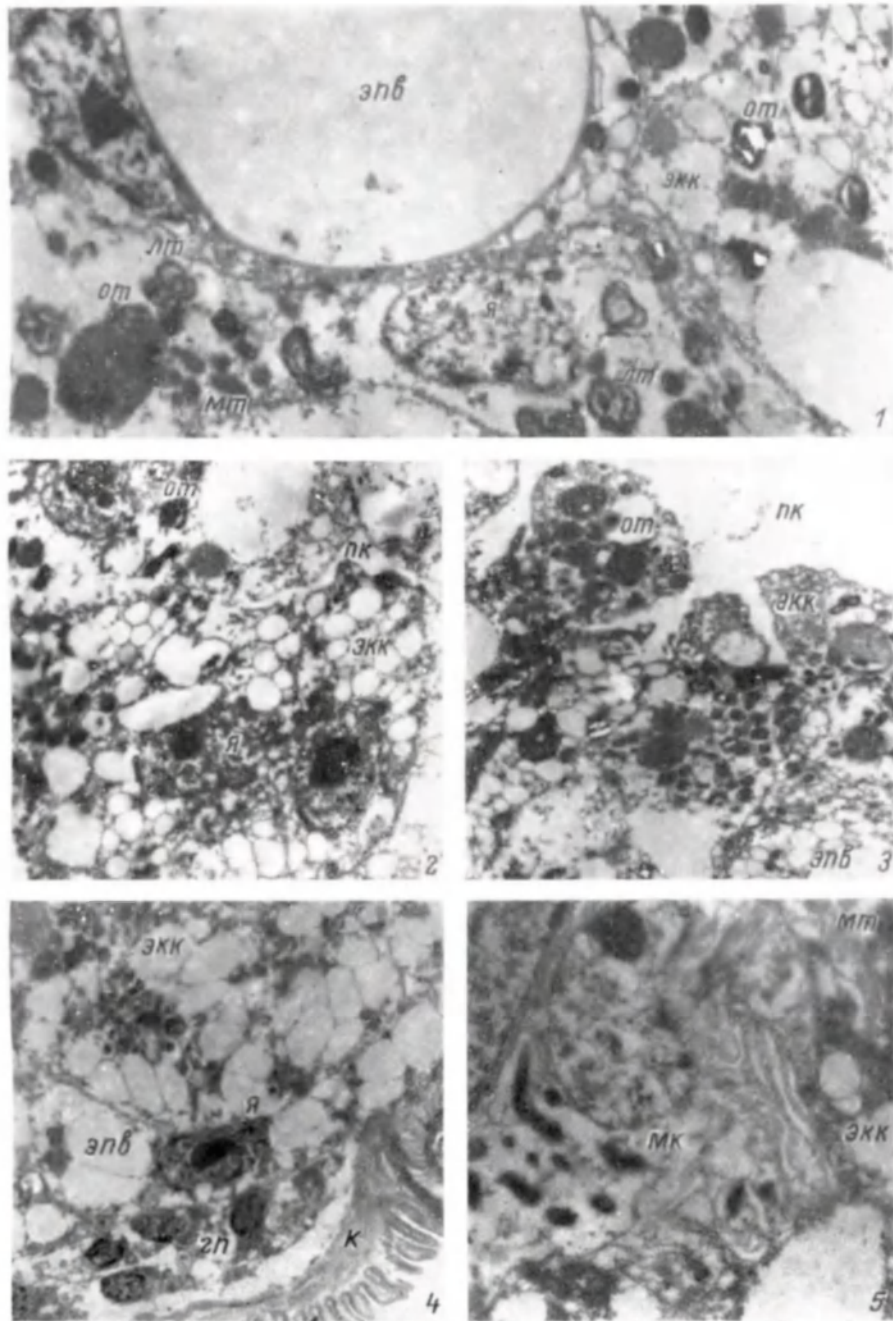


Рис. 2. Электронно-микроскопическая организация средней кишки голодных личинок *H. zachvatkini* на 15—25-й дни после вылупления.

1 — участок вентральной области центральной части средней кишки, $\times 3000$; 2 — срединный участок одной из задних лопасти с формирующимся просветом, $\times 3000$; 3 — участок почти сформированного кишечного эпителия в латеральной зоне одной из задних лопасти, $\times 3000$; 4 — дорсолатеральная зона центральной части средней кишки, $\times 3000$; 5 — участок латеральной зоны кишки на границе с дорсовентральными мышцами, $\times 4000$. зп — гиподерма, к — кутикула. Остальные обозначения, как на рис. 1.

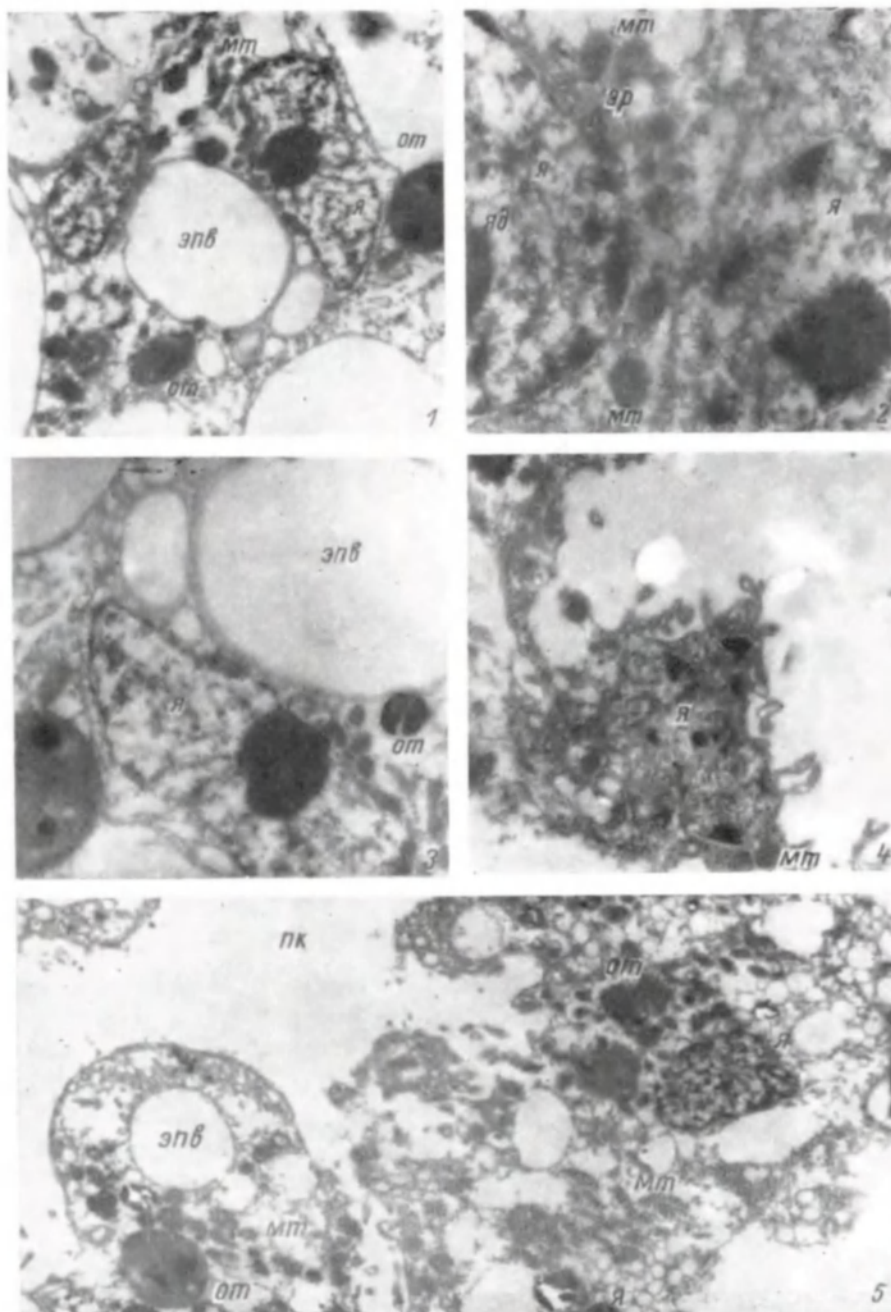


Рис. 3. Электронно-микроскопическая организация средней кишки и экскреторного органа голодных личинок *H. zachvatkini* на 15—25-й дни после вылупления.

1 — срединный участок одной из задних лопастей кишки, $\times 3000$; 2 — участки двух ядер в одной из задних лопастей недалеко от стенки экскреторного органа, $\times 12\,000$; 3 — ядро кишечной клетки и электронно-прозрачная вакуоль, $\times 9000$; 4 — участок стенки экскреторного органа в передней его части, $\times 9000$; 5 — участок почти сформированного кишечного эпителия в каудальной части одной из задних лопастей средней кишки.

Обозначения, как на рис. 1.